

Anatomie florale de *Meiocarpidium* Engler & Diels (*Annonaceae-Unoneae*)

T. DEROIN

Résumé : L'anatomie florale du genre africain *Meiocarpidium* Engler & Diels montre que la vascularisation réceptaculaire est caractérisée par l'extrême condensation d'un système cortical d'origine exclusivement périnthaire, et par l'insertion sur deux niveaux des trente faisceaux irriguant l'androcée. La nervation des pièces périnthaires est de type bractéal. L'étamine reçoit une seule trace et présente à sa base un dispositif facilitant l'abscission, que l'on peut appeler « épaissement abscissial ». Le carpelle non pelté, à cinq traces, montre une vascularisation basale complexe. Les ovules sont irrigués par des traces en apparence issues du faisceau médian. Cette étude met en évidence les affinités magnoliacéennes de ce genre, et ainsi son caractère relativement primitif parmi les *Annonaceae*. La vascularisation florale de *Meiocarpidium* permet d'autre part de mieux comprendre l'évolution du système cortical annonacéen.

Summary : The floral anatomy of the african monospecific genus *Meiocarpidium* Engler & Diels was studied. The receptacular vasculature is characterized by extreme condensation of a cortical system wholly composed of the perianth traces, and by the presence of two levels of about fifteen bundles each supplying the androecium. The stamen receives a single trace and includes a basal abscission device named by the author : " abscission thickening ". The epeltate carpel is a 5-trace structure and shows a complex vasculature at its base. Ovules are supplied by traces seemingly branching from the median bundle. This study emphasizes the magnoliacean affinities of this genus and consequently, its relative primitiveness among the *Annonaceae*. Moreover the floral vasculature of *Meiocarpidium* allows a better understanding of the evolution of the annonacean cortical system.

Thierry Deroin, Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Meiocarpidium* contient une seule espèce, *M. lepidotum* Engler & Diels, répandue dans les forêts primaires de la Guinée Bissau, du Cameroun et du Gabon (LE THOMAS, 1969). La morphologie florale externe est caractéristique de celle de la famille : le périnthe est à trois cycles trimères, les sépales sont réduits (5 mm de longueur environ), tandis que les pétales sont à peu près quatre à cinq fois plus grands, et présentent tous une même forme ovale à sommet aigu. Les étamines trapues, très nombreuses, à déhiscence extrorse, forment un androcée cyclique compact. Les carpelles sont peu nombreux (3 à 5 d'après FRIES, 1958 ; nombre de 4 toujours observé). Les pièces florales s'insèrent sur un réceptacle hémisphérique. Le pollen, hétéropolaire monosulqué, à structure grenue peu différenciée, représente un type considéré comme primitif dans la famille (LE THOMAS, 1981, 1984) et à l'intérieur des Magnoliales (WALKER & SKVARLA, 1975).

Jusqu'à présent, la vascularisation florale de très peu de genres d'Annonacées a été

observée (SMITH, 1928 ; OZENDA, 1949 ; COLEMAN, 1966 ; KRAMER, 1969). Pour comprendre la variation structurale de la fleur, et son évolution, il est indispensable d'élargir ces études à un plus grand nombre de genres. Chez *Meiocarpidium*, on a pu déceler en effet des caractères originaux permettant d'argumenter sa position systématique et de présenter un modèle d'évolution vasculaire montrant un lien avec les *Magnoliaceae*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 9 fleurs étudiées (fixateur : F.A.A.) ont été récoltées au Cameroun par J.-F. VILLIERS (*J.-F. Villiers 633, P*) au bord de la rivière Bango près de Moloundou (environ 2° N, 15°44' E). Deux fleurs ont été incluses dans la paraffine (Pf : 70° C), coupées à 10 μ m d'épaisseur et colorées par la combinaison : safranine, violet cristal, vert lumière (GERLACH, 1984). Les autres fleurs ont été coupées à la main. Les sections sériées obtenues ont été éclaircies par le chlorallactophénol, puis montées à la glycérine gélatinée, et ont servi à étudier la vascularisation du réceptacle. La nervation des pièces périnthaires a été observée sur une fleur de l'Herbier du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (*Zenker 3027, Cameroun, P*), éclaircie par le chlorallactophénol. Les préparations obtenues sont conservées au Laboratoire de Phytomorphologie de l'E.P.H.E., au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, sous les numéros : CT 8, CT 41, CM 4, CM 5, CM 8, CM 14, CM 15, CM 16 et CM 17. Les dessins ont été exécutés à la chambre claire.

OBSERVATIONS

VASCULARISATION DU RÉCEPTACLE

Le pédicelle floral contient un cylindre central formé d'une quarantaine de faisceaux libéro-ligneux. Huit faisceaux corticaux (Fc) — nombre constant pour sept fleurs observées en coupe transversale — présentant une structure vasicentrique ou superposée s'en détachent (Pl. 1, 1). Ils se fragmentent très vite dans l'écorce, formant une couronne irrégulière qui double la stèle (Pl. 1, 2-4) et constitue un véritable système cortical (Sc). Celui-ci irrigue les pièces périnthaires.

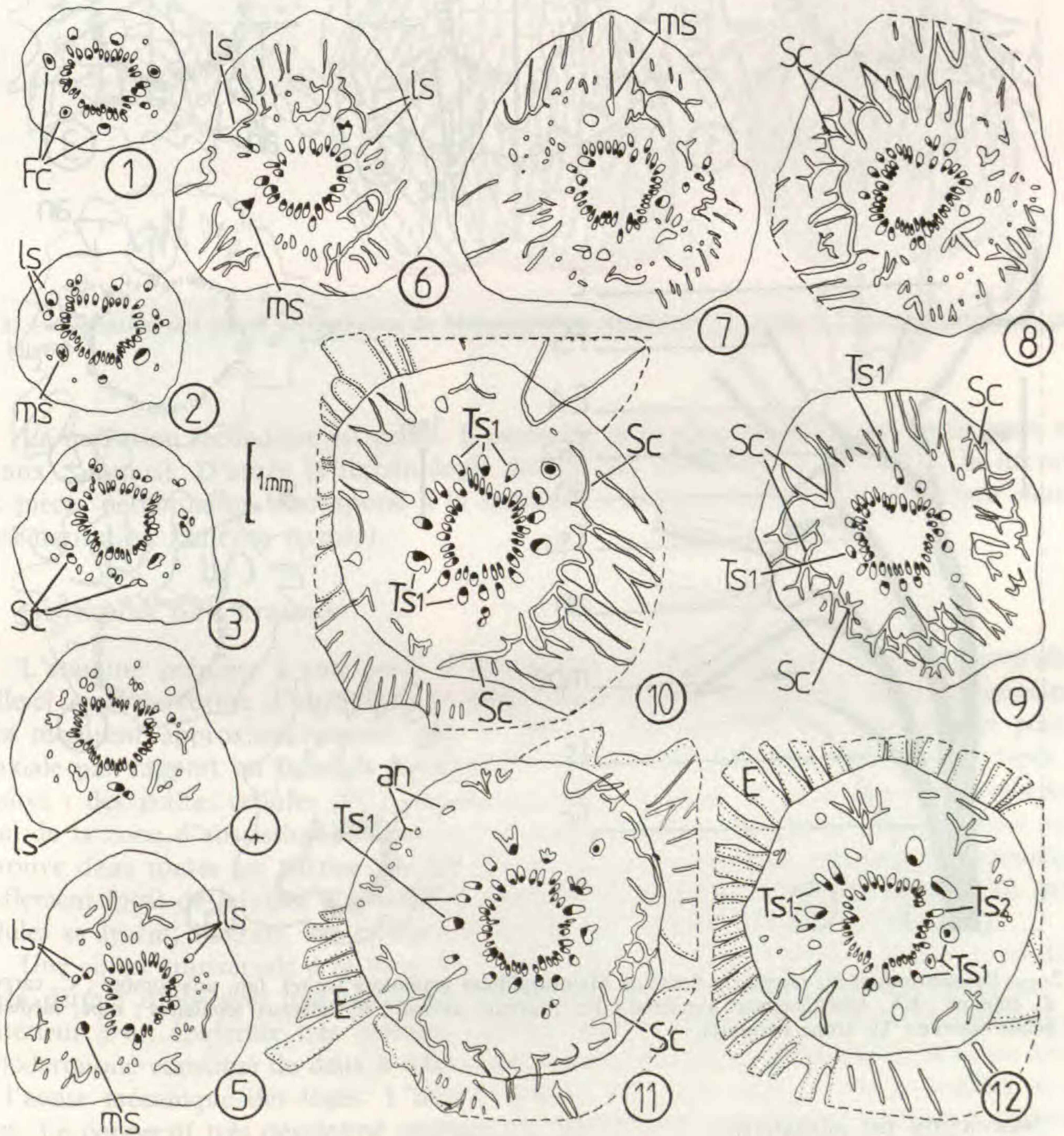
Les sépales possèdent trois traces : on peut y reconnaître les latéraux (ls), soudés dans le pédicelle, et les médians (ms), plus ou moins individualisés (Pl. 1, 4-7). Au-dessus, la vascularisation des pétales est extrêmement confuse (Pl. 1, 8-11) et le nombre des traces de chaque pièce ne peut être rigoureusement défini. Après le départ des pétales internes le système cortical s'épuise en émettant de minces faisceaux périphériques corticaux (Pl. 1, 11, an).

Au niveau de l'insertion des pétales une seconde couronne, constituée d'une quinzaine de faisceaux (Ts : « troncs staminaux ») émet des ramifications vers les étamines (Pl. 1, 9-12, Ts 1, E). Au-dessus, une troisième couronne de faisceaux se détache de la stèle, similaire à la précédente par sa constitution et son rôle (Pl. 1, 12 ; 2, 1-3, Ts 2). Les troncs staminaux forment un réseau périphérique où s'insèrent les traces staminales. Au sommet du réceptacle, peu avant le départ de la vascularisation carpellaire, ce réseau se raccorde à la stèle par de minces anastomoses (Pl. 2, 4-6, an).

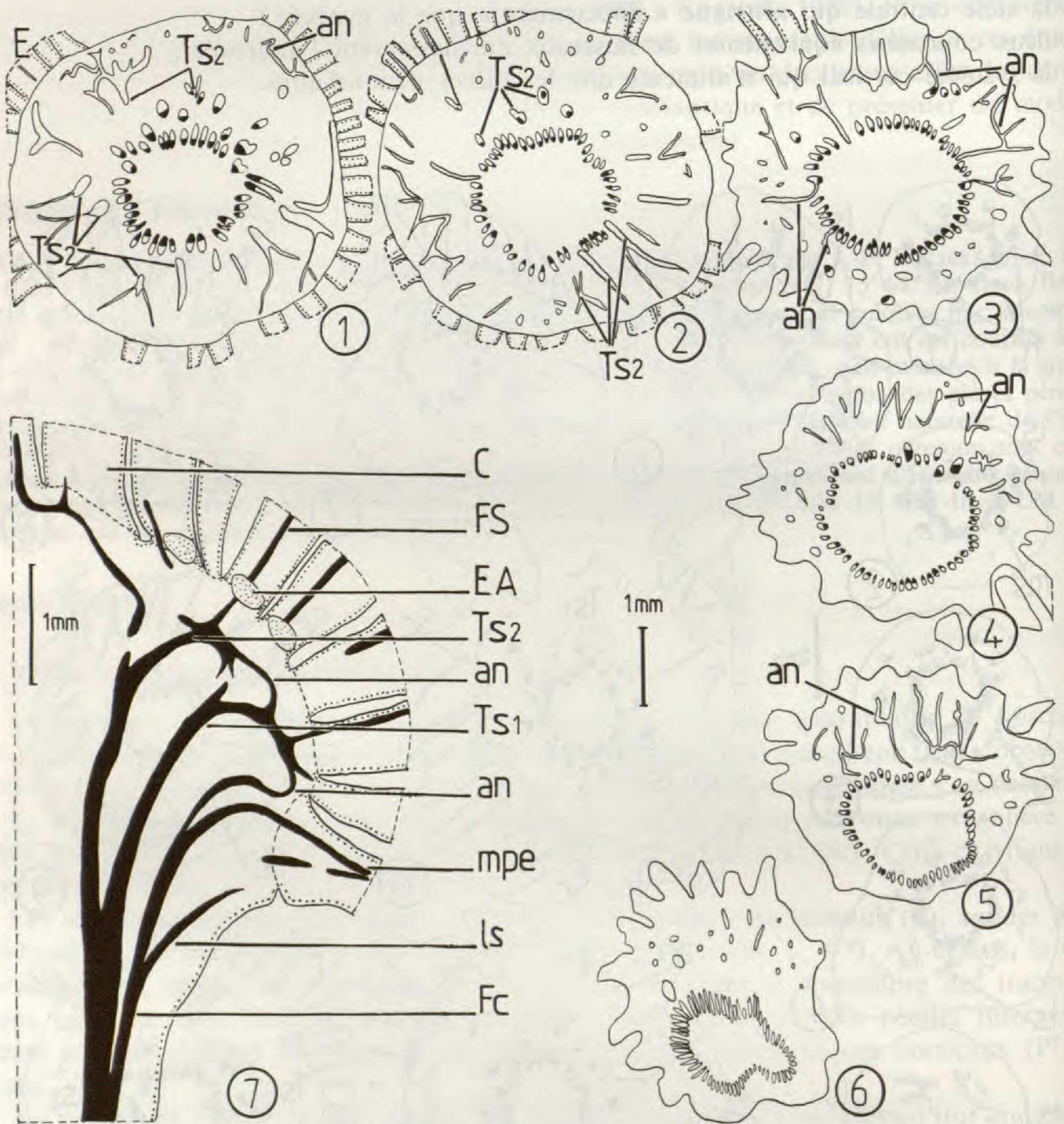
Une coupe longitudinale de la fleur résume l'ensemble de cette description (Pl. 2, 7).

Ainsi, la vascularisation du réceptacle paraît constituée d'une superposition de quatre systèmes vasculaires fondamentalement indépendants, mais reliés par des anastomoses périphériques :

- la stèle centrale qui n'irrigue « directement » que le gynécée ;
- deux couronnes équivalentes de faisceaux qui desservent l'androcée ;
- le système cortical qui n'alimente que les pièces périnthaires.



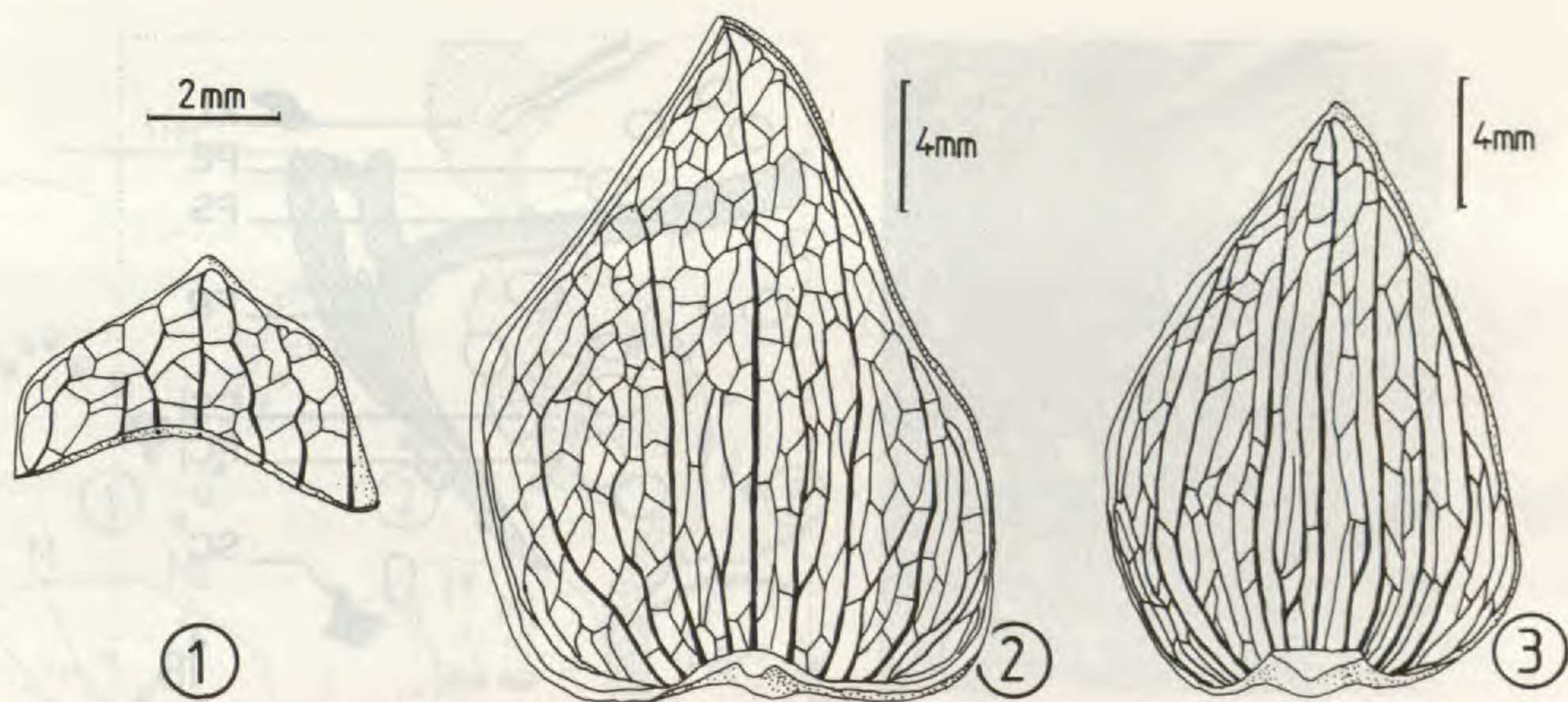
Pl. 1. — Vascularisation du réceptacle floral de *Meiocarpidium lepidotum*. (an, anastomose ; E, étamine ; Fc, faisceaux corticaux ; ls, latéraux sépalaires ; Sc, système cortical ; Ts, tronc staminal).



Pl. 2. — Vascularisation du réceptacle floral de *Meiocarpidium lepidotum* (suite). (an, anastomose ; C, carpelle ; E, étamine ; EA, épaississement abscissial ; Fc, faisceau cortical ; ls, latéraux sépalaires ; mpe, médian du pétale externe ; Ts, tronc staminal).

NERVATION DU PÉRIANTHE

Malgré les différences de taille des sépales et des pétales, ceux-ci présentent une nervation fondamentalement identique. Les faisceaux principaux sont quasi-parallèles, au nombre de sept pour les sépales (Pl. 3, 1), huit ou neuf pour les pétales externes et internes (Pl. 3, 2, 3), équivalents à la limite supérieure du nombre de traces.



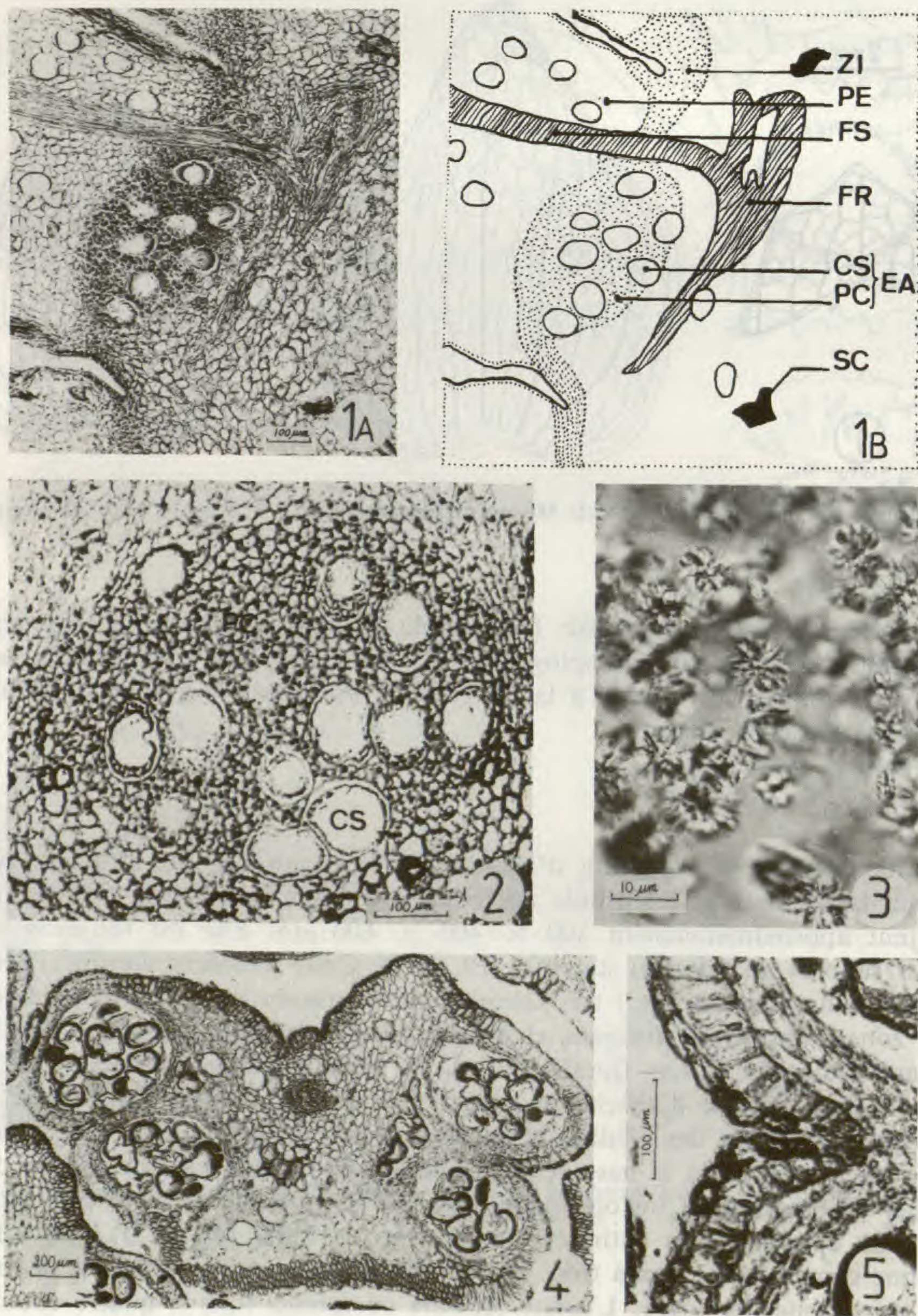
Pl. 3. — Nervation des pièces périnthaires de *Meiocarpidium lepidotum* : 1, sépale ; 2, pétale externe ; 3, pétale interne.

La nervation secondaire est dense. L'ensemble de la vascularisation est fermé (arcs marginaux continus). D'après la terminologie définie par DAUMANN et al. (1970), la nervation des pièces périnthaires correspond à la structure « *fasciculatio vasorum flabellata clausa* » (vascularisation flabellée fermée).

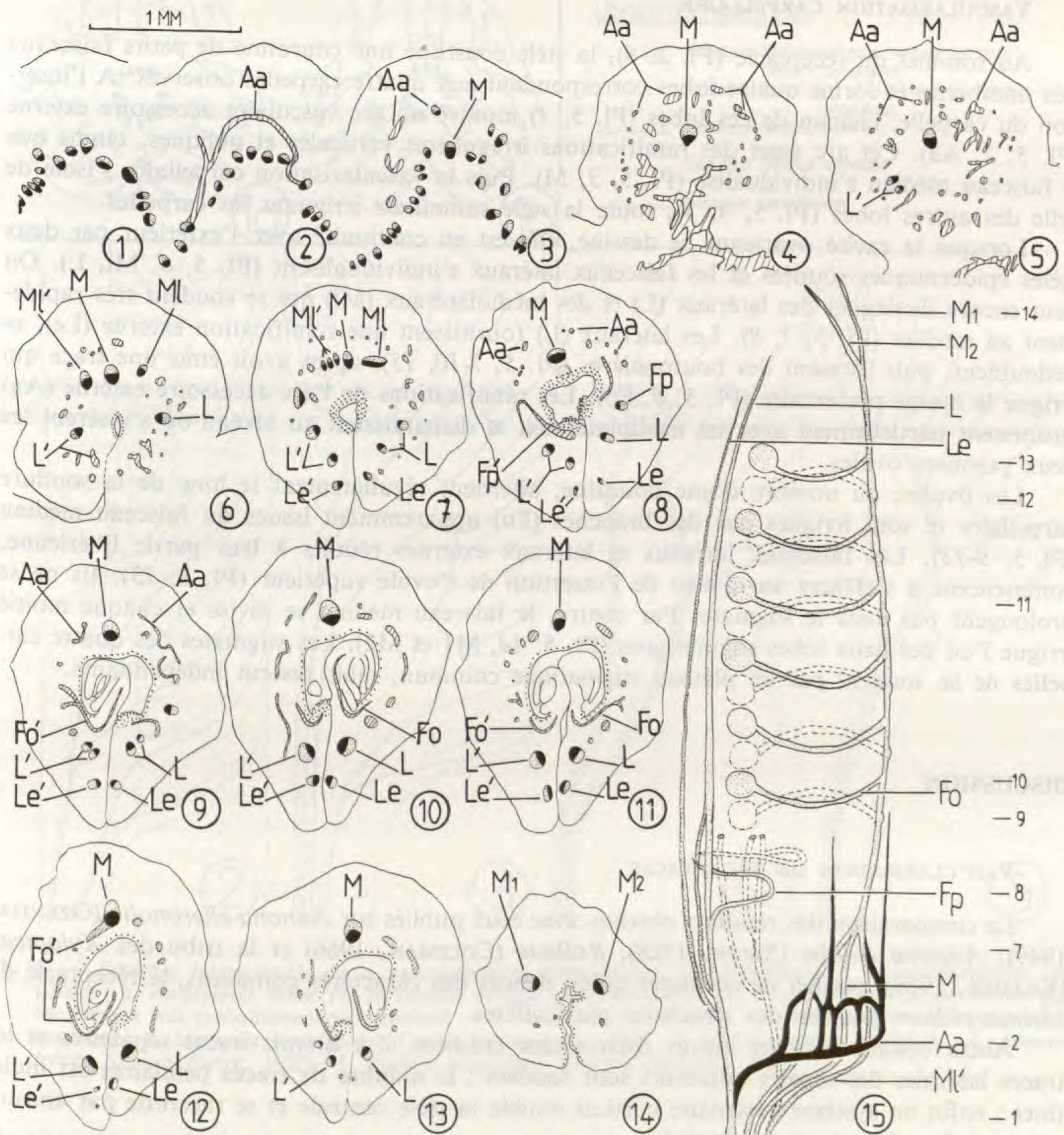
HISTOLOGIE DE L'ÉTAMINE

L'étamine présente à son point d'attache sur le réceptacle une structure particulière. Celle-ci revêt la forme d'un ellipsoïde aplati dans le plan d'insertion, dont les principaux axes mesurent approximativement $300 \times 400 \times 600 \mu\text{m}$. Elle est toujours en position abaxiale par rapport au faisceau staminal (Pl. 4, 1). Cette structure montre deux types cellulaires : des petites cellules (PC) très chromophiles formant un tissu compact semblable à celui de la zone d'abscission normale, et de grandes cellules sécrétrices (CS), comme on en retrouve dans toutes les parties florales (Pl. 4, 2). Cette structure représente clairement un renflement local de la zone d'abscission normale. A un stade floral plus avancé, les petites cellules se lysent, libérant des cristaux d'oxalate de calcium en oursins (Pl. 4, 3).

Une coupe transversale à la base des loges polliniques d'une étamine proche de la déhiscence permet d'observer une histologie diversifiée (Pl. 4, 4). On trouve de l'extérieur vers l'intérieur : un épiderme très cutinisé, continu sur les loges (Pl. 4, 5) ; un sclérenchyme hypodermique constitué de deux à trois strates cellulaires, en continuité avec la strate unique de l'assise mécanique des loges. L'assise tapélale comprend trois à quatre couches de cellules. Le connectif très développé contient un parenchyme à cellules sécrétrices et scléreuses dispersées. Une région en croissant plus ou moins collenchymateuse entoure le faisceau staminal unique, ampicribal, qui se ramifie de manière dichotomique au sommet du connectif.



Pl. 4. — Histologie de l'étamine de *Meiocarpidium lepidotum* : 1, épaississement abscissal en coupe longitudinale ; 2, épaississement abscissal en coupe transversale ; 3, cristaux d'oxalate de calcium dans un épaississement âgé (écrasement) ; 4, coupe transversale de l'étamine à la base des loges polliniques ; 5, détail du stomium, noter l'épiderme très cutinisé (CS, cellule sécrétrice ; FR, faisceau réceptaculaire ; FS, faisceau staminal ; EA, épaississement abscissial ; PC, parenchyme cristalligène à petites cellules ; PE, parenchyme staminal ; SC, amas scléreux ; ZI, zone abscissiale intermédiaire normale).



Pl. 5. — Vascularisation du carpelle de *Meiocarpidium lepidotum* : 1-14, coupes transversales ascendantes du carpelle ; 15, reconstitution avec indication des niveaux de sections (à droite sur la figure). (Aa, arc vasculaire accessoire, représenté en noir sur la fig. 15 ; Fo, trace ovulaire ; Fp, faisceau placentaire ; L, faisceau latéral ; Le, faisceau latéral externe ; M, faisceau médian).

VASCULARISATION CARPELLAIRE

Au sommet du réceptacle (Pl. 2, 6), la stèle constitue une couronne de petits faisceaux très nombreux et forme quatre lobes correspondant aux quatre carpelles observés. A l'insertion du carpelle, chacun de ces lobes (Pl. 5, 1) montre un arc vasculaire accessoire externe (Pl. 5, 2, Aa). Cet arc émet des ramifications irrégulières verticales et obliques, tandis que le faisceau médian s'individualise (Pl. 5, 3, M). Puis la vascularisation carpellaire s'isole de celle des autres lobes (Pl. 5, 4, 5), toute la stèle sommitale irriguant les carpelles.

Lorsque la cavité ovarienne se dessine, elle est en continuité avec l'extérieur par deux stèles épidermiques soudées et les faisceaux latéraux s'individualisent (Pl. 5, 6, Ml, L). On peut encore distinguer des latéraux (L) et des médiolatéraux (Ml) qui se soudent très rapidement au médian (Pl. 5, 7, 8). Les latéraux (L) fournissent une ramification externe (Le), se dédoublent, puis forment des boutonnières (Pl. 5, 7-10, 15), après avoir émis une trace qui irrigue la marge placentaire (Pl. 5, 8, Fp). Les ramifications de l'arc accessoire externe (Aa) fusionnent partiellement avec les médiolatéraux, et disparaissent au niveau où s'insèrent les deux premiers ovules.

Les ovules, au nombre d'une douzaine, alternent régulièrement le long de la soudure carpellaire et sont irrigués par des branches (Fo) apparemment issues du faisceau médian (Pl. 5, 9-13). Les faisceaux latéraux et latéraux externes réduits à leur partie libérienne, commencent à s'effacer au niveau de l'insertion de l'ovule supérieur (Pl. 5, 13). Ils ne se prolongent pas dans le stigmat. Par contre, le faisceau médian se divise et chaque moitié irrigue l'un des deux lobes stigmatiques (Pl. 5, 14, M1 et M2). Les stigmates des quatre carpelles ne se soudent pas en plateau stigmatique commun, mais restent indépendants.

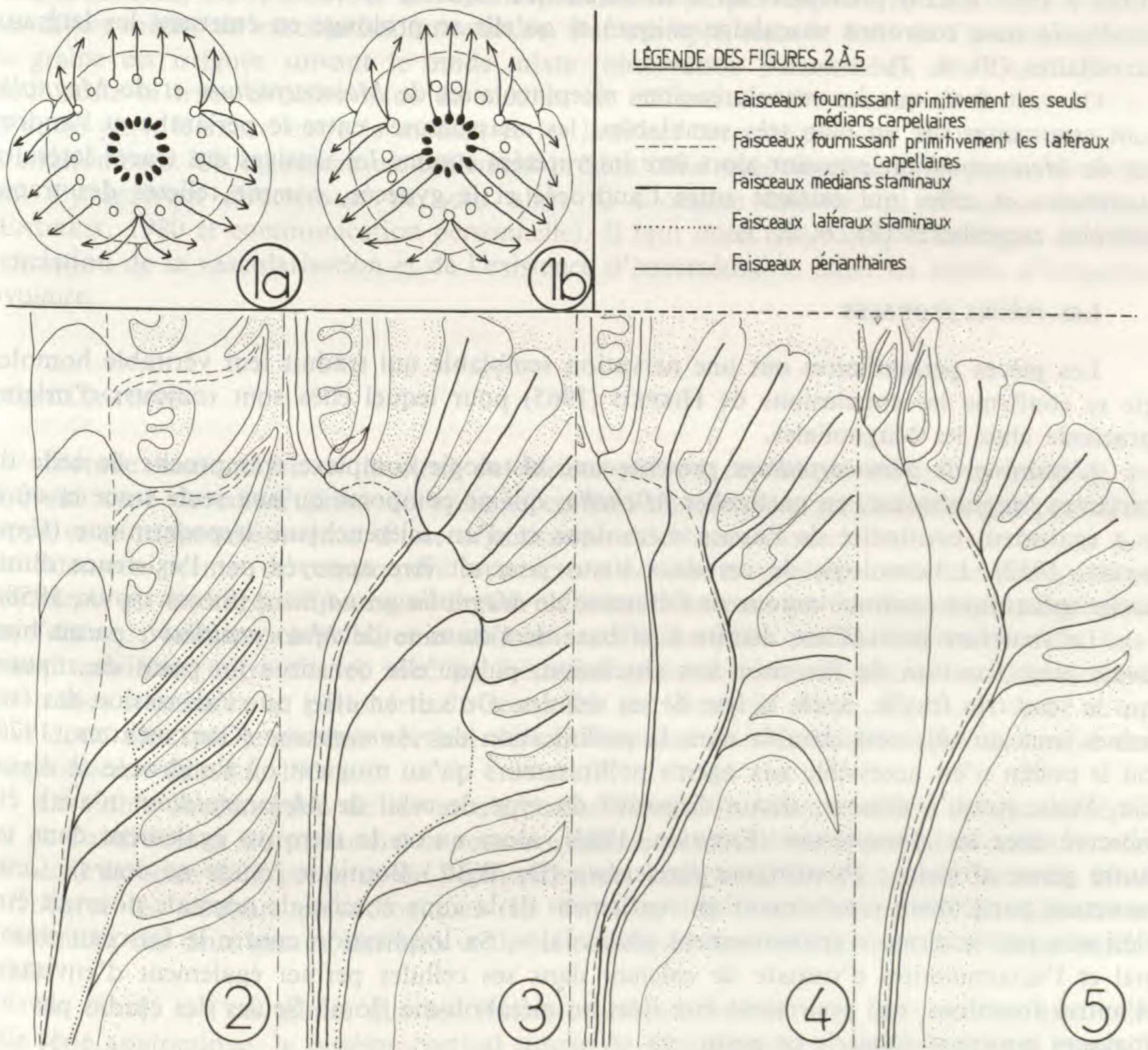
DISCUSSION

VASCULARISATION DU RÉCEPTACLE

La comparaison des résultats obtenus avec ceux publiés sur *Annona cherimolia* (OZENDA, 1949), *Asimina triloba* (SMITH, 1928), *Rollinia* (COLEMAN, 1966) et la tribu des *Xylopieae* (KRAMER, 1969), permet de constater qu'en dehors des caractères communs, le réceptacle de *Meiocarpidium* possède des structures particulières.

Ainsi, comme chez les autres *Annonaceae* étudiées, il y a trois traces sépalaires et les traces latérales des sépales adjacents sont soudées ; le nombre de traces pétales est indistinct ; enfin un système vasculaire cortical double la stèle centrale et se raccorde par anastomoses à l'extrême base du gynécée.

En revanche, la vascularisation des pétales dérive entièrement du système cortical, alors que dans les autres *Annonaceae* connues les traces médianes sont issues de la stèle centrale et le système cortical n'émet que les latérales (Pl. 6, 1a, 1b). D'autre part, chez *Meiocarpidium*, le système cortical est construit par la fusion des seules périnthaires, tandis qu'il incorpore partiellement les traces staminales chez *Asimina triloba*, et totalement chez *Annona cherimolia*, *Rollinia* et les *Xylopieae* (Pl. 6, 3-5). La vascularisation indépendante



Pl. 6. — Schémas interprétatifs de la vascularisation réceptaculaire des *Annonaceae* : 1, vascularisation des pétales ; a, entièrement émise par le système cortical (*Meiocarpidium*) ; b, le système cortical ne fournit que les latéraux (cas probablement plus général) ; 2-5, vascularisations florales en coupes longitudinales (très schématisées) ; 2, *Magnolia grandiflora* (d'après SKVORTSOVA, 1958) ; 3, *Meiocarpidium lepidotum* ; 4, *Asimina triloba* (d'après SMITH, 1928) ; 5, *Rollinia emarginata* (d'après COLEMAN, 1966).

du périnthe et de l'androcée dans le réceptacle de *Meiocarpidium* apparaît être un caractère original qui n'avait pas encore été souligné chez les *Annonaceae* mais qui pourrait être également présent chez *Piptostigma* (étude en cours).

Cette organisation est très comparable à celle de *Magnolia grandiflora* (SKVORTSOVA, 1958) où les traces périnthaires sont totalement issues d'un système cortical et les médians des étamines également rattachés à des troncs vasculaires communs (Pl. 6, 2) issus de la stèle centrale. Cependant, chez *Magnolia*, on note qu'il existe des latéraux staminaux (éta-

mines à trois traces) provenant du système cortical, que la vascularisation est encore plus condensée (une couronne vasculaire unique) et qu'elle se prolonge en émettant les latéraux carpellaires (Pl. 6, 2).

On voit donc que les vascularisations réceptaculaires de *Meiocarpidium* et de *Magnolia* sont construites sur un plan très semblables, les anastomoses entre le périanthe et l'androcée de *Meiocarpidium* pouvant alors être interprétées comme les vestiges des traces latérales staminales et celles qui existent entre l'androcée et le gynécée, comme relictés des traces latérales carpellaires (Pl. 6, 2, 3).

LES PIÈCES FLORALES

Les pièces périanthaires ont une nervation semblable qui traduit leur véritable homologie et confirme les conclusions de HIEPKO (1965) pour lequel elles sont toujours d'origine bractéale chez les Magnoliales.

L'étamine de *Meiocarpidium* présente une histologie complexe très proche de celle de certaines *Magnoliaceae*, en particulier *Michelia*, qui ne comporte qu'une seule trace et où il y a également continuité de l'assise mécanique et d'un sclérenchyme hypodermique (CANRIGHT, 1952). L'homologie de ces deux tissus pourrait être appuyée par l'existence d'une assise mécanique continue autour de l'étamine de *Magnolia grandiflora* (SKVORTSOVA, 1958).

La structure particulière décrite à la base de l'étamine de *Meiocarpidium*, paraît bien avoir pour fonction de favoriser son abscission, puisqu'elle constitue un point de rupture qui la rend très fragile, après la lyse de ses cellules. On sait en effet que l'abscission des étamines joue un rôle considérable dans la pollinisation des *Annonaceae* (GOTTSBERGER, 1970) où le pollen n'est accessible aux agents pollinisateurs qu'au moment où l'androcée se dissocie. Mais, jusqu'à présent, aucun dispositif du type de celui de *Meiocarpidium* n'avait été observé chez les *Annonaceae* (ENDRESS, 1985), alors qu'on le retrouve également dans un autre genre africain : *Piptostigma fasciculata* (De Wild.) Boutique (étude en cours). Cette structure particulière représentant un renflement de la zone abscissiale normale pourrait être désignée par le terme « épaissement abscissial ». Sa localisation contre le faisceau staminal et l'accumulation d'oxalate de calcium dans ses cellules permet également d'envisager d'autres fonctions, qui pourraient être liées au métabolisme floral. Seules des études physiologiques pourront éclaircir ce point.

Les carpelles, très peu nombreux, ne montrent aucune trace de peltation comme chez la plupart des *Annonaceae* (LEINFELLNER, 1969). On peut ainsi les rapprocher des carpelles du groupe « *Eupomatiaceae* — *Himantandraceae* — *Magnoliaceae* » (ENDRESS, 1977). Leur vascularisation basale complexe (arc vasculaire externe, « boutonnières ») pourrait être en liaison avec la disparition des faisceaux corticaux fournissant les latéraux carpellaires (Pl. 6, 2, 3). Il semble s'individualiser cinq faisceaux que l'on peut considérer comme traces. Les traces ovulaires dérivent du faisceau médian comme chez quelques autres *Annonaceae* : *Cananga odorata* (PERIASAMY & SWAMY, 1956), *Isolona campanulata* et *Monodora brevipes* (DEROIN, 1985), *Saccopetalum tomentosum* (SASTRI, 1957), ainsi que chez certaines *Magnoliaceae* comme *Liriodendron* (CANRIGHT, 1960). Par contre, chez *Asimina triloba* (SMITH, 1928) et *Rollinia emarginata* (COLEMAN, 1966), elles proviennent des faisceaux latéraux. Il existe également des cas mixtes (traces ovulaires de double origine latérale et médiane) qui concernent certaines espèces des genres *Annona*, *Artabotrys*, *Goniothalamus*, *Polyalthia* et

Uvaria (SASTRI, 1957, 1959). Il convient cependant de ne pas opposer de façon trop absolue ces divers modes de vascularisation ovulaire. Par exemple, dans le fruit de *Cananga odorata* la graine est irriguée suivant le mode mixte (observation personnelle), alors que dans la fleur seule la trace ovulaire issue du médian est différenciée (PERIASAMY & SWAMY, 1956). D'autre part, il existe entre le médian et les latéraux carpellaires tout un réseau complexe d'anastomoses. Un tel réseau est également présent chez *Austrobaileya* et les traces ovulaires qui s'y insèrent directement ne sont alors ni d'origine latérale, ni d'origine médiane (ENDRESS, 1980 et communication personnelle). Il faut donc tenir compte du degré de différenciation de la vascularisation et de l'existence d'intermédiaires entre les modes d'irrigation ovulaire.

CONCLUSIONS

L'étude anatomique de la fleur de *Meiocarpidium* permet de mettre en évidence un nouveau type de construction du système cortical annonacéen, particulièrement peu développé et se rapprochant donc d'une organisation de *Magnoliaceae*. D'un autre côté, sa faible extension permet de comprendre la structure des autres systèmes corticaux annonacéens qui aurait pu être acquise au cours de l'évolution, d'une part par la disparition progressive des faisceaux latéraux carpellaires et staminaux, d'autre part par la condescence des faisceaux staminaux entre eux et avec les faisceaux périanthaires, conduisant au déplacement des troncs staminaux en périphérie du réceptacle (cf. *Rollinia*, Pl. 6, 5). En ce sens, on ne peut donc dire que le système cortical des *Annonaceae* soit moins développé que celui des *Magnoliaceae* (EAMES, 1961).

La faible condensation de la vascularisation florale de *Meiocarpidium* (irrigation séparée de l'androcée et du périanthe) se retrouve également chez *Piptostigma fasciculata* où elle est aussi associée à la présence de l'épaississement abscissial. Ces caractères viennent ainsi corroborer les résultats palynologiques (LE THOMAS, 1981) qui ont permis de rapprocher étroitement ces deux genres africains et de les regrouper dans une même tribu (HESSE et al., 1985).

En outre, si l'on admet que les condescences vasculaires sont irréversibles dans une telle série anatomique, le système cortical simple de *Meiocarpidium* apparaît comme primitif par rapport à ceux plus complexes d'*Asimina* ou de *Rollinia*. On ne peut donc pas parler, chez les *Annonaceae*, de structure en voie de réduction (OZENDA, 1949).

Ainsi, la structure du système cortical de *Meiocarpidium* permet d'établir une série évolutive continue entre le modèle magnoliacéen et ceux rencontrés chez les *Annonaceae*.

REMERCIEMENTS : Je remercie particulièrement M. le Professeur P. MORAT qui m'a autorisé à étudier les échantillons de l'Herbier du Muséum de Paris ainsi que M^{me} LE THOMAS qui m'a communiqué les fleurs en F.A.A. et m'a conseillé pour la rédaction de ce travail. Je remercie également MM. P. K. ENDRESS (Zürich) et D. BARABÉ (Montréal) qui ont bien voulu relire cet article et me faire part de leurs remarques, ainsi que M. R. HOOGLAND qui a accepté de corriger le résumé en anglais.

BIBLIOGRAPHIE

- CANRIGHT, J. E., 1952. — The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. I — Trends of specialization in the stamens. *Amer. J. Bot.* 39 : 484-497.
- CANRIGHT, J. E., 1960. — The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. III — Carpels. *Amer. J. Bot.* 47 : 145-155.
- COLEMAN, M., 1966. — Floral anatomy and morphology of *Rollinia* St. Hil. *Arq. Bot. Est. Sao Paulo* IV (2) : 45-51.
- DAUMANN, E., CHRTEK, J., JIRASEK, V. & SLAVIKOVA, S., 1970. — Navrh terminologie pro usporadani cévních svazku v korunních listcích dvoudelozných (résumé en allemand : Terminologie der Leitbündelanordnung in den Kronblättern der Dicotyledonen). *Preslia* 42 : 304-316.
- DEROIN, T., 1985. — Contribution à la morphologie comparée du gynécée des Annonaceae-Monodoroideae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., 7, section B, *Adansonia*, n° 2 : 167-176.
- EAMES, A. J., 1961. — *Morphology of the Angiosperms*. Mac Graw-Hill, New York.
- ENDRESS, P. K., 1977. — Ueber Blütenbau und Verwandtschaft der Eupomatiaceae und Himantandraceae (Magnoliales). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90 : 83-103.
- ENDRESS, P. K., 1980. — The reproductive structures and systematic position of the Austrobaileya-ceae. *Bot. Jahrb.* 101 : 393-433.
- ENDRESS, P. K., 1985. — Stamenabszission und Pollenpräsentation bei Annonaceae. *Flora* 176 : 95-98.
- FRIES, R. E., 1958. — Annonaceae. *Nat. Pflanzenf.*, ed. 2, 17a, 2 : 1-171.
- GERLACH, D., 1984. — *Botanische Mikrotechnik*, 3^e éd. Thieme, Stuttgart.
- GOTTSBERGER, G., 1970. — Beiträge zur Biologie von Annonaceae-Blüten. *Oesterr. Bot. Z.* 118 : 237-279.
- HESSE, M., MORAWETZ, W. & EHRENDORFER, F., 1985. — Pollen Ultrastructure and Systematic Affinities of *Anaxagorea* (Annonaceae). *Pl. Syst. Evol.* 148 : 253-285.
- HIEPKO, P., 1965. — Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. *Bot. Jahrb.* 84 : 427-508.
- KRAMER, D. W., 1969. — *Comparative anatomical studies in the Annonaceae-Xylopieae*. Thèse, Indiana, 135 p.
- LEINFELLNER, W., 1969. — Ueber die Karpelle verschiedener Magnoliales. VIII — Ueberblick über alle Familien der Ordnung. *Oesterr. Bot. Z.* 117 : 107-127.
- LE THOMAS, A., 1969. — Annonacées. *Flore du Gabon* 16, 369 p.
- LE THOMAS, A., 1980-1981. — Ultrastructural characters of the pollen grains of the african Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. *Pollen et Spores* 22 (3-4) : 267-342 ; 23 (1) : 5-36.
- LE THOMAS, A., 1984. — Evidences palynologiques sur l'origine des Annonaceae (Magnoliales). *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. spécial d'avril : 119-124.
- OZENDA, P., 1949. — *Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques*. Masson, Paris, 183 p.
- PERIASAMY, K. & SWAMY, B., 1956. — The conduplicate carpel of *Cananga odorata*. *Journ. Arnold Arbor.* 37 : 366-372.
- SASTRI, R. N., 1957. — The vascularization of the ovules in *Saccopetalum tomentosum*. *Curr. Sc.* 26 : 183.
- SASTRI, R. N., 1959. — The vascularization of the carpel in some ranales. *New Phytol.* 58 : 306-309.

